烟夜蛾和棉铃虫对高浓度烟草挥发物的电生理和行为反应

付晓伟，郭线茹*，罗梅浩，原国辉，李为争，吴少英

（河南农业大学植物保护学院，郑州 450002）

摘要：寡食性的烟夜蛾 *Helicoverpa assulta*（Guenée）和广食性的棉铃虫 *H*. *armigera*（Hübner）是夜蛾属 *Heliothis* 的两近缘种昆虫。主要的农作物中，棉花和番茄上极少发现烟夜蛾，而辣椒上几乎没有棉铃虫，只有烟草均为二者所嗜食，也唯独在烟草上它们可以稳定共存。为明确植物挥发物对昆虫寄主定向和选择行为的影响，本文运用触角电位（EAG）和风洞技术，测定了两种夜蛾的处女雌蛾、交配雌蛾及雄蛾对 20 种高浓度（0.1 mol/L）烟草挥发物的电生理和行为反应。结果表明：烟夜蛾和棉铃虫对测试的烟草挥发物均可产生 EAG 反应，而且都表现出绿叶气味 > 脂类和芳香化合物 > 单萜、倍半萜和杂环化合物的总体反应趋势；两种夜蛾对多数化合物的 EAG 反应既无显著的种内性别差异，也无显著的种间差异，表明二者嗅觉神经系统对寄主气味图谱的识别和感受能力具有一定的相似性，可对寄主植物的化学信息产生相同的“理解”；二者的行为反应结果与 EAG 反应结果基本一致，即两种夜蛾受到的嗅觉刺激与产生的行为反应具有统一性，结合两种夜蛾寄主范围的差异，推测烟草挥发物主要影响两种夜蛾的寄主定向行为，而寄主选择行为可能更依赖于二者与植物接触后对植物理化性质的评价过程。

关键词：棉铃虫；烟夜蛾；触角电位；烟草挥发物；风洞；化学通讯；寄主定向

中图分类号：Q965 **文献标识码**：A **文章编号**：0454-6296(2008)09-0902-08

Electrophysiological and behavioral responses of *Helicoverpa assulta* (Guenée) and *H*. *armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) to tobacco volatile compounds of high concentration

FU Xiao-Wei，GUO Xian-Ru*，LUO Mei-Hao，YUAN Guo-Hui，LI Wei-Zheng，WU Shao-Ying (College of Plant Protection，Henan Agricultural University，Zhengzhou 450002，China)

Abstract: Oligophagous *Helicoverpa assulta* (Guenée) and polyphagous *H*. *armigera* (Hübner) are two sibling species of *Heliothis*. In crops，*H*. *assulta* was rarely found in cotton or tomato fields，and there was almost no *H*. *armigera* on hot pepper，only tobacco was the host plant which both of them preferred to and coexisted on. In order to further understand the effects of plant volatiles on insects’ host orientation and selection behavior，the electroantennograms (EAGs) and wind tunnel response of virgin females，mated females，and males of the two species to 20 tobacco volatile compounds at a high concentration (0.1 mol/L)，respectively，were recorded. The results showed that both species elicited the similar EAG responses to the tested tobacco volatile compounds，which mainly presented as green leaf volatiles > aliphatic and aromatic compounds > monoterpene，sesquiterpene and heterocyclic compounds. There were no significant sexual or interspecific differences between the two species in EAG responses to most of the compounds，which suggested that the olfactory neural system of them might have the similar discrimination capability and sensibility，leading to the same “understanding” to the chemical information from their host plants. The behavioral response was essentially identical with the EAG response，*i*.*e*.，there was consistency between olfactory stimulus and behavioral response of the two sibling species. Considered the obvious difference of their host range，it was

基金项目：河南省杰出青年科学基金(074100510013)

作者简介：付晓伟，男，1983 年生，河南南阳人，硕士研究生，主要从事昆虫生态与分子生物学研究，E-mail：fxw1983@126.com

* 通讯作者 Author for correspondence，E-mail：xrguod@sina.com

收稿日期 Received：2008-04-01；接受日期 Accepted：2008-06-27

inferred that tobacco volatiles was just to affect insect's host orientation，while the host selection behavior of the two species may mainly depended on the process to evaluate the physical and chemical properties of the tobacco plant after contacting or landing on the host plant.

Key words：*Helicoverpa armigera*；*Helicoverpa assulta*；electroantennogram（EAG）；tobacco plant volatiles；wind tunnel；chemical communication；host orientation

植食性昆虫的种群繁衍和兴衰主要取决于能否找到合适的寄主并获得足够的营养，在与植物的协同进化过程中，为了避免因误食而造成的中毒或营养不良，昆虫进化出了准确辨别寄主和非寄主的能力，从而形成了特定的寄主范围（卢伟等，2007）。对于昼伏夜出型昆虫，嗅觉识别能力对其寄主定向尤为重要，而植物的化学指纹图在昆虫寻找寄主过程中则起着导向作用（Tingle *et al*.，1989；Mitchell *et al*.，1990；Schoonhoven *et al*.，2005；赵国强等，2006；颜增光等，2006；雷宏等，2007）。一般认为，低浓度下使昆虫产生反应的化合物对昆虫的远距离寄主定向起主要作用，而高浓度下使之产生反应的化合物则对昆虫的近距离寄主定向更为重要（Elzen *et al*.，1986；Wickremasinghe and van Emden，1992）；寄主范围窄的昆虫主要通过植物挥发物的种类来识别寄主，寄主范围广的昆虫则能通过挥发物各组分的含量差异来识别寄主（卢伟等，2007）。以往的研究多涉及一种昆虫的寄主定向与其寄主挥发物之间的关系，很少探讨这种关系对不同食性昆虫的影响。

烟夜蛾 *Helicoverpa assulta*（Guenée）和棉铃虫 *H. armigera*（Hübner）是夜蛾属的两近缘种昆虫，二者具有相似的生物学和生态学特性，且有杂交可育性（Wang and Dong，2001），但它们的食性却截然相反，烟夜蛾的食性寡而棉铃虫却甚广（郭予元，1998；Tang *et al*.，2000；王琛柱和钦俊德，2007），在主要的农作物中，番茄和棉花上极少发现烟夜蛾，而辣椒上几乎没有棉铃虫，只有烟草均为二者所嗜食，也唯独在烟草上它们可以稳定共存（罗梅浩等，2002；马继盛等，2007）。为什么广食性的棉铃虫和寡食性的烟夜蛾唯独在烟草上可以共同存在和繁衍？烟草挥发物对二者的寄主定向和寄主选择有何影响？两种夜蛾对烟草挥发物的嗅觉刺激和行为反应是否存在差异等，值得深入研究。

为此，作者曾测定了烟夜蛾和棉铃虫对低浓度（0.1×10^{-5} mol/L）烟草挥发物的 EAG 反应，借以分析远距离定向时两近缘种昆虫的嗅觉系统对寄主识别能力的差异。结果发现两种夜蛾对植物中普遍存在的绿叶气味、脂类和芳香化合物的反应显著高于具有烟草“种”特异性的单萜、倍半萜和杂环化合物，说明两种昆虫远距离定向时对植物“种”的辨识能力均较差；同时发现烟夜蛾对大多数化合物的 EAG 反应显著大于棉铃虫，表明烟夜蛾的嗅觉感受能力强于棉铃虫，使其能在较大范围内探测并找到寄主植物；根据雌、雄蛾对不同挥发物的 EAG 反应，我们推测烟草中的 β-水芹烯和桧烯可能是烟夜蛾在烟草上产卵的化学“信号”物质（另文发表）。为进一步分析近距离定向时，寄主挥发物对两近缘种昆虫嗅觉识别和行为反应的影响，作者运用触角电位（electroantennogram，EAG）和风洞（wind channel）技术，测定了两种夜蛾对 20 种高浓度（0.1 mol/L）烟草挥发物的电生理和行为反应，期望进一步揭示昆虫与植物间的化学通讯机制，为探讨昆虫的寄主定向行为与其食性形成之间的关系、改进生态调控措施等提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 供试昆虫

烟夜蛾和棉铃虫采自河南农业大学科教园区的烟草田，室内饲养方法同罗梅浩等（2006），选择能正常飞行的处女雌蛾（羽化后第 1 天，未补充营养）、交配雌蛾（羽化后 2～3 天，已补充营养）和雄蛾（羽化后 2～3 天，已补充营养）进行触角电生理和行为反应测定。

1.2 供试化合物

根据已报道的烟草挥发物种类及其化学结构特点，选择其中有代表性的脂类、单萜、倍半萜、杂环和芳香族化合物共 20 种（其中具有 6 个碳原子的醇、醛单列为绿叶气味），分别购置分析纯样品（表 1），然后以石蜡油为溶剂，将各样品配成 0.1 mol/L 的溶液进行 EAG 测定；根据 EAG 测定结果，选取有代表性的 10 种样品：顺-3-己烯-1-醇、正辛醇、β-苯乙醇、α-蒎烯、β-水芹烯、正己醇、乙酸苄酯、(－)-里那醇、桧烯和糠醛，做进一步的行为反应测试。

表 1　20 种标准化合物的纯度及来源

Table 1　Purity and source of 20 standard chemical compounds

样品 Compound	纯度 Purity (%)	来源 Source
绿叶气味 Green leaf volatile		
反-2-己烯-1-醛 *E*-2-hexen-1-al	≥98	Sigma-Aldrich
顺-3-己烯-1-醇 *Z*-3-hexen-1-ol	≥97	Sigma-Aldrich
正己醇 1-hexanol	分析纯 Analytic purity	上海元越化工有限公司
脂类化合物 Aliphatic compound		
1-戊醇 1-pentanol	分析纯 Analytic purity	武汉盛世精细化工有限公司
异戊醇 Isoamyl alcohol	分析纯 Analytic purity	武汉盛世精细化工有限公司
正辛醇 Octan-1-ol	≥99	Sigma-Aldrich
乙酸乙酯 Ethyl acetate	分析纯 Analytic purity	天津市科密欧化学试剂开发中心
芳香化合物 Aromatic compound		
苯甲醛 Benzaldehyde	分析纯 Analytic purity	武汉盛世精细化工有限公司
β-苯乙醇 β-phenylethanol	≥99	天津市科密欧化学试剂开发中心
苯乙酮 Acetophone	≥99.5	天津市福晨化学试剂厂
苯甲醇 Benzalcohol	≥99	天津市科密欧化学试剂开发中心
水杨酸甲酯 Methyl salicyate	≥98	中国医药集团上海化学试剂公司
乙酸苄酯 Benzyl acetate	≥98	上海化学试剂站分装厂
丁香酚 Eugenol	≥99	天津市科密欧化学试剂开发中心
单萜类 Monoterpene		
α-蒎烯 α-pinene	≥99	Sigma-Aldrich
(-)-里那醇(-)-linalool	≥95	Sigma-Aldrich
倍半萜类 Sesquiterpene		
β-水芹烯 β-phellandrene	≥99	Sigma-Aldrich
桧烯 Sabinene hydrate	≥98	Sigma-Aldrich
(+)-3-蒈烯 (+)-3-carene	≥99	Fluka
杂环化合物 Heterocyclic compound		
糠醛 Furfural	≥90	天津市科密欧化学试剂开发中心

1.3　触角电生理反应测定

将成虫的触角由基部剪下，去除端部 2 个鞭节后与触角电位仪连接（郭线茹，2002）。测定时，取 20 μL 待测样品溶液，均匀涂在 $l \times w = 6\ \mathrm{cm} \times 0.5\ \mathrm{cm}$ 的滤纸条上，立即将滤纸条放入巴斯德管内并用 Parafilm 膜将两端管口封好，于加样后 1 h 内进行刺激。以石蜡油为对照，以同浓度的反-2-己烯-1-醛为参照物，刺激时间 0.2 s，载气流量 20 mL/min，两次刺激间隔不少于 1 min，样品的测试顺序按随机方式进行。每个样品使用 6 根触角，每根触角重复 2～3 次。用 Syntech 公司提供的软件对各样品的 EAG 反应值进行标准化校正，然后计算供试昆虫的 EAG 反应相对值：

EAG 反应相对值 =（样品的反应值 - 对照的反应值）/（参照物的反应值 - 对照的反应值）× 100%

1.4　行为反应测定

室内 25 ± 2℃，RH 60%～70% 和完全黑暗的条件下，采用风洞（$l \times w \times h = 2\ \mathrm{m} \times 1\ \mathrm{m} \times 1.5\ \mathrm{m}$）和分节式单刺激源生测管（$d \times h = 15\ \mathrm{cm} \times 70\ \mathrm{cm}$）相结合的方法进行行为反应测试（图 1）。在风洞反应室的中部设一个高 40 cm 的平台以放置生测管，测试时的风速为 0.5 m/s。生测管由无色透明有机玻璃制成，包括味源区（长 10 cm）和反应区（长 60 cm）两大部分，并将反应区依次等分为 +2，+1，-1，-2 四个亚区，两端蒙上尼龙纱网，然后将味源区与 +2 亚区紧密套接在一起（图 1）。

将测试样品划分为两组：第Ⅰ组为顺-3-己烯-1-醇、正辛醇、β-苯乙醇、α-蒎烯、β-水芹烯；第Ⅱ组为正己醇、乙酸苄酯、(-)里那醇、桧烯、糠醛，均以石蜡油为对照（CK）。

第一次测试时，于晚上 21:00 将棉铃虫的处女雌蛾（简称棉-处，余类推）分别放入 6 个生测管内（10～15 头/管），然后并排放置于风洞内的平台上，待适应 30 min 后记下各生测管内成虫的初始位置，然后将第Ⅰ组样品和 CK 随机放入各生测管的味源区，40 min 后记下成虫的最终位置。按上述方法，随机测定棉-交、棉-雄、烟-处、烟-交、烟-雄的行为反应，至次日早晨 4:00 结束。第二次测试时更换全部试虫，共测试 6 次。用同样方法，测试烟夜蛾和棉铃虫对第Ⅱ组样品的行为反应。最后根据各亚区成虫数量计算昆虫对供试样品的相对反应率：

成虫移动趋势 $M = M_f - M_i$，其中 M_i、M_f 分别

代表初始位置和最终位置各亚区成虫数量与亚区标号之积的代数和，这样能准确地反映出成虫的整体移动趋势（李为争，2003）。

相对反应率（%）=（样品管内的成虫移动趋势 – 对照管内的成虫移动趋势）/样品管内的成虫移动趋势 × 100%

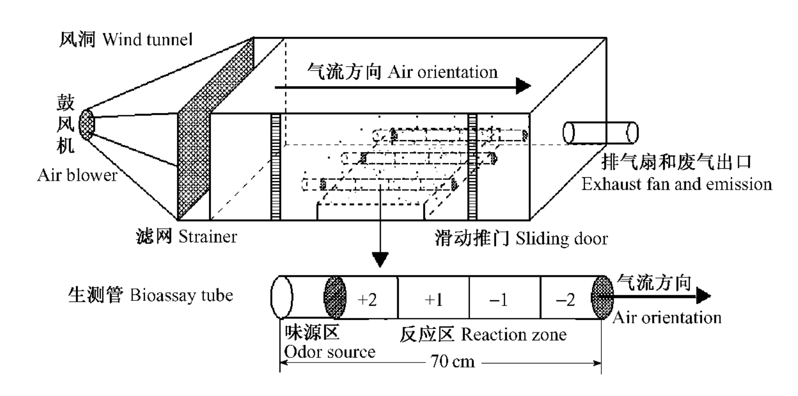


图 1　风洞和生测管的构造示意图

Fig. 1　The schematic diagram of wind tunnel and bioassay tube

1.5　数据分析

烟夜蛾对测试化合物 EAG 和行为反应的差异，以及性别间的差异均采用 Duncan's 多重分析法进行差异显著性的比较，对棉铃虫的分析与烟夜蛾相同；两种夜蛾的种间差异采用 t-测验进行分析比较。

2　结果与分析

2.1　触角电位反应

烟夜蛾和棉铃虫对 20 种烟草挥发物都可产生 EAG 反应，且二者对绿叶气味的反应值较大，对脂类和芳香化合物的反应居中，对单萜、倍半萜和杂环化合物的反应值较小。多数反应值间的差异未达到显著水平（表 2），除了棉铃虫处女雌蛾对水杨酸甲酯的 EAG 反应显著高于其交配雌蛾和雄蛾外（图 2），两种夜蛾对其余测试化合物的 EAG 反应均无显著的性别差异（图 2）。

烟夜蛾处女雌蛾对 20 种测试化合物的 EAG 反应值无显著差异，而棉铃虫处女雌蛾对绿叶气味、脂类和芳香化合物的反应显著高于对单萜、倍半萜和杂环化合物的反应（表 2）。烟夜蛾处女雌蛾对糠醛的 EAG 反应显著高于棉铃虫，对 β-水芹烯的反应显著小于棉铃虫，除此之外，2 种夜蛾处女雌蛾间的 EAG 反应值无显著的种间差异（图 2）。

烟夜蛾交配雌蛾对顺-3-己烯-1-醇、正己醇和正辛醇的 EAG 反应值最高，对 β-水芹烯的反应值最低，对其余化合物的反应居中（表 2）。棉铃虫交配雌蛾对顺-3-己烯-1-醇、正己醇、异戊醇和正辛醇的反应值显著大于糠醛，对其余化合物的反应值间无显著差异（表 2）。除了棉铃虫交配雌蛾对顺-3-己烯-1-醇、正己醇和 1-戊醇的反应显著高于烟夜蛾外，两种夜蛾的交配雌蛾间对其余 17 种测试化合物 EAG 反应值无显著的种间差异（图 2）。

烟夜蛾雄蛾对顺-3-己烯-1-醇的 EAG 反应显著大于 β-水芹烯，棉铃虫雄蛾对顺-3-己烯-1-醇和正己醇的反应显著大于糠醛，对其余化合物的反应居中（表 2）。除了烟夜蛾雄蛾对糠醛的反应显著大于棉铃虫外，两种夜蛾雄蛾间的 EAG 反应值无显著的种间差异（图 2）。

2.2　行为反应

两种夜蛾对测试的绿叶气味、脂类和芳香化合物均表现出较强的行为反应，且相对反应率显著高于单萜、倍半萜和杂环化合物（表 3）。

烟夜蛾交配雌蛾对（–）-里那醇的行为反应显著高于其处女雌蛾和雄蛾，对其余 9 种化合物的行为反应无显著的性别差异（图 3）。棉铃虫雌蛾对顺-3-己烯-1-醇和 β-苯乙醇的行为反应显著高于其雄蛾，交配雌蛾对 β-水芹烯和桧烯的行为反应显著高于其处女雌蛾和雄蛾，除此之外无显著的性别差异（图 3）。

烟夜蛾交配雌蛾对 α-蒎烯、（–）-里那醇和糠醛的行为反应显著高于棉铃虫，对 β-水芹烯和桧烯的反应显著小于棉铃虫，除此之外，2 种夜蛾的行为反应无显著的种间差异（图 3）。

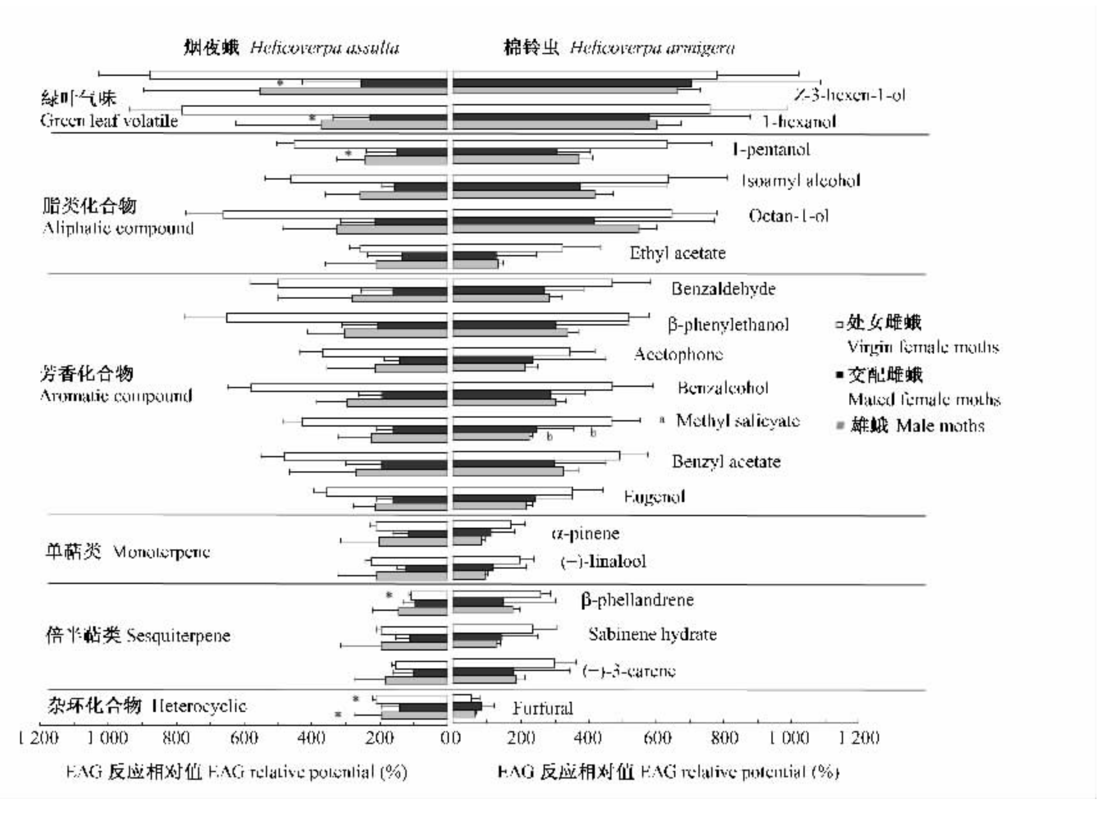


图 2 烟夜蛾和棉铃虫对 20 种烟草挥发物标准样品(0.1 mol/L)的触角电位反应

Fig. 2 EAG responses of *Helicoverpa assulta* and *H. armigera* to 20 tobacco volatile compounds (0.1 mol/L)

不同的小写字母表示性别间的差异显著($P < 0.05$) Different lowercase letters show significant sex difference by Duncan's multiple-range test; *: 表示种间的差异显著($P < 0.05$) Showing significant interspecific difference by t-test. 图 3 同 The same for Fig. 3.

表 2 烟夜蛾和棉铃虫对 20 种烟草挥发物标准样品(0.1 mol/L)的触角电位反应相对值

Table 2 EAG relative potential of *Helicoverpa assulta* and *H. armigera* to 20 tobacco volatile compounds (0.1 mol/L)

样品名称 Compound	处女雌蛾 Virgin female moths		交配雌蛾 Mated female moths		雄蛾 Male moths	
	烟夜蛾 *H. assulta*	棉铃虫 *H. armigera*	烟夜蛾 *H. assulta*	棉铃虫 *H. armigera*	烟夜蛾 *H. assulta*	棉铃虫 *H. armigera*
绿叶气味 Green leaf volatile						
顺-3-己烯-1-醇 *Z*-3-hexen-1-ol	875.85 ± 61.46 a	781.53 ± 20.01 a	253.21 ± 71.27 a	706.26 ± 15.60 a	553.59 ± 13.94 a	665.47 ± 27.53 a
正己醇 1-hexanol	782.70 ± 64.22 a	762.23 ± 18.43 a	229.15 ± 43.94 ab	578.58 ± 123.4 ab	372.10 ± 10.24 ab	604.74 ± 28.79 ab
脂类化合物 Aliphatic						
1-戊醇 1-pentanol	452.29 ± 20.96 a	632.73 ± 10.98 abc	150.77 ± 35.17 abcd	308.13 ± 40.56 cde	244.08 ± 33.63 ab	373.35 ± 15.87 abc
异戊醇 Isoamyl alcohol	464.00 ± 30.23 a	636.07 ± 14.47 abc	155.01 ± 14.42 abcd	375.80 ± 10.47 bcd	255.61 ± 42.49 ab	418.54 ± 23.16 abc
正辛醇 Octan-1-ol	658.45 ± 46.26 a	647.87 ± 109.70 ab	213.87 ± 41.21 abc	414.48 ± 14.58 bc	326.69 ± 65.32 ab	547.20 ± 23.10 abc
乙酸乙酯 Ethyl acetate	256.58 ± 12.19 a	324.79 ± 9.02 cdef	133.59 ± 41.17 bcd	127.73 ± 48.17 de	210.46 ± 60.72 ab	132.34 ± 64.49 bc
芳香化合物 Aromatic						
苯甲醛 Benzaldehyde	498.27 ± 33.44 a	472.30 ± 94.69 abcde	163.94 ± 37.05 abcd	269.75 ± 48.86 cde	282.56 ± 8.88 ab	286.66 ± 14.80 abc
β-苯乙醇 β-phenylethanol	652.98 ± 48.65 a	518.93 ± 49.53 abcd	203.18 ± 43.34 abcd	300.06 ± 88.97 cde	302.19 ± 45.06 ab	339.54 ± 12.92 abc
苯乙酮 Acetophone	366.23 ± 27.56 a	346.26 ± 61.33 bcdef	140.36 ± 19.19 bcd	233.24 ± 8.91 cde	215.38 ± 56.76 ab	213.84 ± 15.18 abc
苯甲醇 Benzalcohol	575.83 ± 30.18 a	472.60 ± 96.65 abcde	190.91 ± 29.41 abcd	287.09 ± 43.29 cde	295.02 ± 37.58 ab	300.83 ± 14.12 abc
水杨酸甲酯 Methyl salicyate	430.42 ± 22.92 a	467.99 ± 70.09 abcde	162.93 ± 18.40 abcd	246.24 ± 46.03 cde	221.70 ± 40.49 ab	226.73 ± 41.16 abc
乙酸苄酯 Benzyl acetate	481.44 ± 28.57 a	492.99 ± 68.34 abcde	195.99 ± 42.38 abcd	298.49 ± 63.77 cde	269.69 ± 79.02 ab	326.01 ± 19.06 abc
丁香酚 Eugenol	355.62 ± 15.39 a	353.73 ± 7.38 bcdef	160.12 ± 19.01 abcd	244.13 ± 44.05 cde	213.39 ± 25.94 ab	216.33 ± 75.02 abc
单萜类 Monoterpene						
α-蒎烯 α-pinene	209.99 ± 7.79 a	170.69 ± 3.55 ef	115.74 ± 18.00 cd	112.98 ± 28.94 de	202.47 ± 46.07 ab	85.38 ± 37.83 bc
(−)-里那醇(−)-linalool	222.21 ± 73.34 a	196.35 ± 35.40 def	121.57 ± 11.33 bcd	119.82 ± 39.60 de	207.75 ± 47.41 ab	93.74 ± 44.75 bc
倍半萜类 Sesquiterpene						
β-水芹烯 β-phellandrene	106.29 ± 15.77 a	260.72 ± 23.38 def	96.61 ± 14.80 d	147.81 ± 62.91 de	141.79 ± 32.27 c	176.88 ± 83.16 abc
桧烯 Sabinene hydrate	194.18 ± 56.94 a	233.30 ± 59.24 def	110.09 ± 17.76 cd	141.95 ± 45.27 de	196.03 ± 48.47 ab	127.93 ± 54.92 bc
(+)-3-蒈烯(+)-3-carene	152.63 ± 48.19 a	297.53 ± 54.54 def	101.99 ± 22.30 cd	179.36 ± 67.33 cde	184.84 ± 36.90 ab	187.21 ± 10.47 abc
杂环化合物 Heterocyclic						
糠醛 Furfural	208.55 ± 43.68 a	53.91 ± 20.37 f	138.80 ± 23.86 bcd	83.57 ± 16.13 e	194.26 ± 33.02 ab	66.30 ± 15.06 c

表中 EAG 相对反应值为平均值 ± *SE*,同一列数据后有相同字母表示经 Duncan 多重比较后差异不显著($P \geqslant 0.05$)。Data in the table are means ± *SE*. The same letters following the data in the same column indicate no significant difference at the level of 0.05 by Duncan's multiple range test.

表 3　烟夜蛾和棉铃虫对 20 种烟草挥发物(0.1 mol/L)的相对反应率

Table 3　Relative response rates of *Helicoverpa assulta* and *H*. *armigera* to 20 tobacco volatile compounds (0.1 mol/L)

样品 Compound	处女雌蛾 Virgin female moths		交配雌蛾 Mated female moths		雄蛾 Male moths	
	烟夜蛾 *H*. *assulta*	棉铃虫 *H*. *armigera*	烟夜蛾 *H*. *assulta*	棉铃虫 *H*. *armigera*	烟夜蛾 *H*. *assulta*	棉铃虫 *H*. *armigera*
绿叶气味 Green leaf volatile						
顺-3-己烯-1-醇 *Z*-3-hexen-1-ol	69.88 ± 7.21 ab	67.38 ± 4.33 a	70.14 ± 5.27 abc	64.86 ± 4.48 bc	52.88 ± 8.66 ab	52.67 ± 2.92 a
正己醇 1-hexanol	52.11 ± 8.56 bcd	62.36 ± 6.64 a	61.83 ± 9.42 abcd	56.34 ± 7.69 c	50.62 ± 4.24 ab	50.55 ± 8.97 a
脂类化合物 Aliphatic						
正辛醇 Octan-1-ol	61.23 ± 9.64 abc	57.12 ± 6.41 a	58.08 ± 7.08 abcd	55.81 ± 4.67 c	44.25 ± 7.76 abc	50.33 ± 4.67 a
芳香化合物 Aromatic						
β-苯乙醇 β-phenylethanol	78.10 ± 6.07 a	72.99 ± 4.54 a	79.95 ± 4.85 a	80.70 ± 2.34 a	61.76 ± 9.27 a	57.77 ± 6.47 a
乙酸苄酯 Benzyl acetate	65.25 ± 5.63 ab	70.99 ± 7.05 a	73.79 ± 6.97 ab	75.25 ± 5.12 ab	62.35 ± 2.71 a	53.48 ± 8.21 a
单萜类 Monoterpene						
α-蒎烯 α-pinene	39.13 ± 6.88 cde	31.94 ± 3.98 b	53.52 ± 6.69 bcde	33.41 ± 5.56 d	34.35 ± 4.60 bcd	28.67 ± 5.06 b
(－)-里那醇 (－)-linalool	34.93 ± 9.66 de	31.76 ± 5.99 b	47.61 ± 6.49 def	26.85 ± 4.34 d	26.29 ± 5.16 cd	22.62 ± 3.02 b
倍半萜类 Sesquiterpene						
β-水芹烯 β-phellandrene	30.19 ± 6.94 de	37.50 ± 7.05 b	29.55 ± 2.76 f	61.24 ± 4.91 bc	21.30 ± 3.91 d	22.11 ± 3.33 b
桧烯 Sabinene hydrate	22.65 ± 5.17 e	34.73 ± 5.16 b	32.87 ± 5.29 ef	50.84 ± 4.66 c	20.90 ± 3.39 d	28.55 ± 4.32 b
杂环化合物 Heterocyclic						
糠醛 Furfural	47.27 ± 8.25 bcd	20.56 ± 3.23 b	51.29 ± 11.18 cde	19.74 ± 5.59 d	34.37 ± 5.45bcd	16.67 ± 1.43 b

表中相对反应率为平均值 ± *SE*，同一列数据后有相同字母表示经 Duncan 多重比较后差异不显著($P \geq 0.05$)。Data in the table are means ± *SE*. The same letters in the column indicate no significant difference at the level of 0.05 by Duncan's multiple range test.

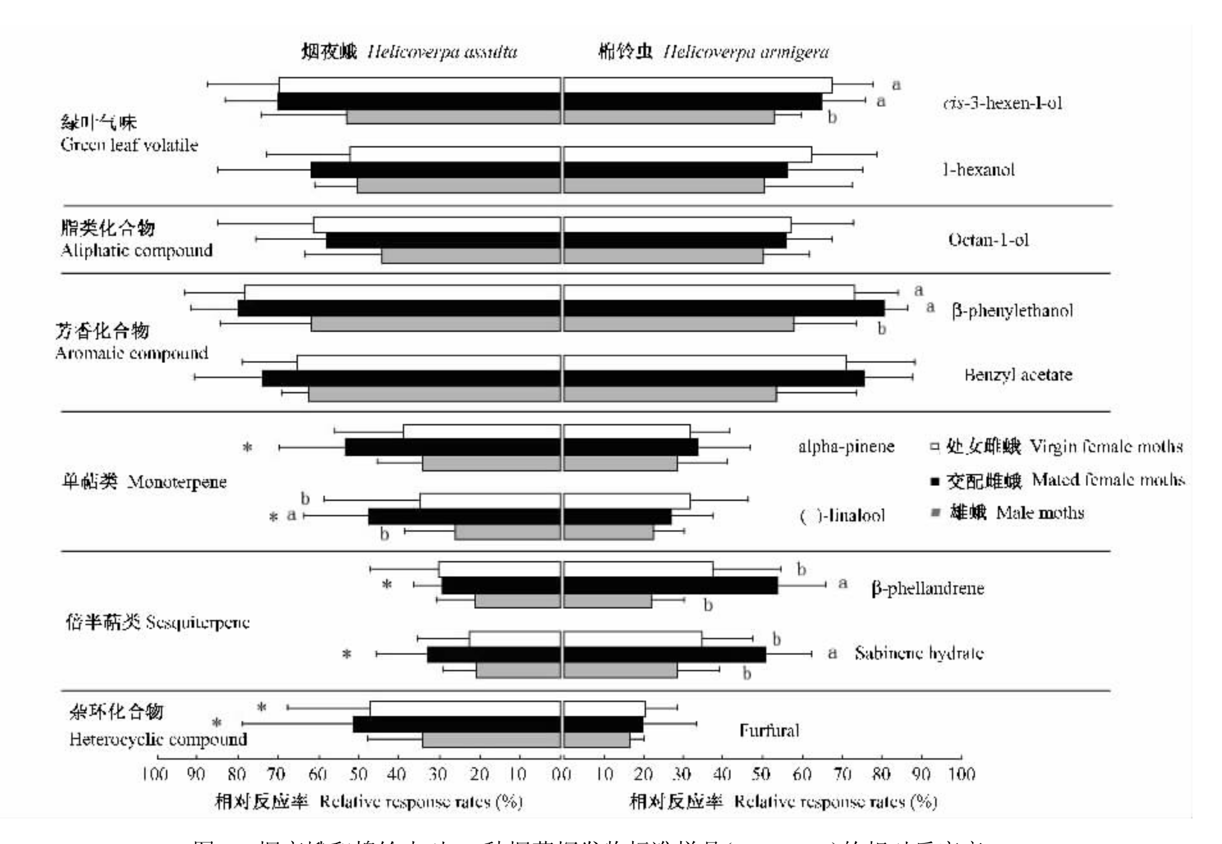


图 3　烟夜蛾和棉铃虫对 20 种烟草挥发物标准样品(0.1 mol/L)的相对反应率

Fig. 3　Relative response rates of *Helicoverpa assulta* and *H*. *armigera* to 20 tobacco volatile compounds (0.1 mol/L)

3　讨论

本研究所选用的 20 种标准化合物常见于烟草属植物，并代表着不同的化学结构类型，其中的绿叶气味、脂类和芳香化合物在植物中广泛存在，称为“普通气味组分(general odor components)”，而单萜、倍半萜和杂环化合物常具有植物“种”的特异性，称

为“特异气味组分（specific odor components）”（杜家纬，2001；严善春等，2003）。20 种烟草挥发物均可引起烟夜蛾和棉铃虫产生 EAG 反应，表明两种夜蛾的嗅觉外周神经系统对烟草气味的反应具有广谱性，这种广泛的嗅觉感受能力可赋予两种夜蛾在寄主定向行为上的可塑性和灵活性，并使之演化成为一种能准确找到寄主植物的适应策略；同时，两种夜蛾对上述化合物表现出相似的反应趋势，即对绿叶气味的反应较大，对脂类和芳香化合物的反应居中，对单萜、倍半萜和杂环化合物的反应较小，但多数反应值间的差异未达到显著水平，表明两种夜蛾近距离定向时，对烟草“普通气味组分”和“特异气味组分”具有相似的嗅觉感受能力。

由于不同种类的昆虫，以及同种昆虫不同性别的个体在选择植物时的目的不同，因此对植物气味的反应常表现出种间或种内性别间的差异（Douglas *et al*.，1992；Hernandez *et al*.，1996；Raguso *et al*.，1996；Thiery and Marion Poll，1998；郭线茹等，2003；刘勇等，2003）。本研究表明，烟夜蛾和棉铃虫对绝大多数烟草挥发物的 EAG 反应均无显著的种间差异，表明两种夜蛾的嗅觉外周神经系统对烟草气味信息的“整合”和“编码”规则有一定相似性，因此在近距离寄主定向时，二者对烟草气味图谱的识别及其嗅觉感受能力没有太大差异。棉铃虫处女雌蛾对水杨酸甲酯的 EAG 反应显著高于其交配雌蛾和雄蛾，除此之外，两种夜蛾的 EAG 反应均未表现出显著的性别差异，由此可知两种夜蛾不同性别的成虫对寄主化学信息的感受应是在同种类型的嗅觉感受器内完成的，并且对这些信息产生了相同的“理解”。

风洞中的行为反应表明，两种夜蛾对测试的绿叶气味、脂类和芳香化合物的相对反应率高于单萜、倍半萜和杂环化合物，该结果与触角电位的反应结果基本一致，其中两种夜蛾对绿叶气味、脂类和芳香化合物的行为反应无显著的种间差异，这可能与二者的成虫有补充营养的习性有关，因为在长期的协同进化过程中，两种夜蛾为了获得卵巢发育所需的营养，对蜜源植物释放的绿叶气味和花香物质形成了明显的趋性（原国辉等，2004）。昆虫为了存活和繁衍就必须为下一代寻找合适的生存场所，许多昆虫都能利用寄主植物释放的特殊气味物质来寻找适宜的产卵场所，从而保证其后代正常的生长和发育（杜家纬，2001）。郭予元（1998）认为萜类等极性较强的化合物在光学和几何异构体等方面表现出的结构复杂性，为植食性昆虫特异性地识别寄主植物创造了有利条件。本研究中，烟夜蛾交配雌蛾对单萜（α-蒎烯、（－）-里那醇）和杂环化合物（糠醛）的行为反应显著高于棉铃虫，而棉铃虫交配雌蛾对倍半萜（β-水芹烯和桧烯）的行为反应显著高于烟夜蛾，除此之外，两种夜蛾的行为反应无显著的种间差异，推测烟夜蛾和棉铃虫可能利用不同类型的化合物作为各自选择寄主产卵的它感信息物，尚需深入研究。

昆虫的食性形成主要受寄主定向、营养代谢和环境条件三方面因素的影响（钦俊德，1980），其中寄主定向行为是昆虫生存和繁衍的第一步。对于昼伏夜出型昆虫来说，其嗅觉系统对植物气味的辨识能力显得尤为重要（雷宏等，2007）。因此，我们以食性不同的近缘种夜蛾为研究对象，以它们的共同寄主植物烟草为切入点，系统研究了二者远距离和近距离寄主定向行为的差异。结果表明，两种夜蛾对烟草气味的总体反应趋势基本一致，即距离较远时二者对植物“种”的辨识能力均较差，主要是通过“普通气味组分”对烟草产生定向（另文发表），随着距离的缩短，二者对烟草“特异气味组分”的辨识能力逐渐增强。考虑到两种夜蛾幼虫的食料植物主要取决于亲代成虫的产卵选择，而烟草挥发物中可能含有引诱二者产卵的它感信息物，因此，本研究中两种夜蛾对烟草挥发物谱辨识和利用能力的相似性可能是它们在烟草上稳定共存的前提条件。同时，两种夜蛾的嗅觉外周神经系统对不同气味分子产生了不同的脉冲内导（即不同的 EAG 相对值），而中枢神经系统能准确的“破译”出其中所蕴涵的化学信息，并产生与脉冲内导较为一致的行为反应，从而形成了嗅觉刺激与行为反应的统一，那么两种夜蛾对植物的选择行为也应该较为相似，但实际上二者对植物的选择性却截然不同。因此，植物气味所造成的嗅觉刺激，可能仅影响两种夜蛾的寄主定向行为，至于是否选择在该植物上取食或产卵，可能更依赖于二者对植物表面物质进行试探或试食之后的综合评价，这符合 Kennedy 和 Booth（1951）提出的双重判别理论（dual discrimination theory）。那么植物的物理结构或化学特性对 2 种夜蛾的寄主选择和食性形成有何影响，我们怎样利用植物自身的理化性质来更好的防治棉铃虫和烟夜蛾，有待进一步的研究。

参 考 文 献（References）

Du JW，2001. Plant-insect chemical communication and its behavior control. *Acta Phytophysiologica Sinica*，27(3)：193－200.［杜家纬，2001. 植物-昆虫间的化学通讯及其行为控制. 植物生理学报，27(3)：193－200］

Douglas ML，James AK，Ronald GR，1992. Electroantennogram response of alfalfa seed chalcid，*Bruchophagus roddi*（Hymenoptera：Eurytomidae）to host-and nonhost-plant volatiles. *J. Chem. Ecol*.，18(3)：333－

352.

Elzen GW，Williams HJ，Vinson SB，1986. Wind tunnel flight responses by the hymenopterous parasitoid *Campoletis sonorensis* to cotton cultivars and lines. *Entomologia Experimentalis et Applicata*，42：285 – 289.

Guo XR，Li WZ，Yuan GH，Chen Z，Ma JS，Shen ZR，2002. Electroantennogram response of *Spodoptera exigua*（Lepidoptera：Noctuidae）to volatiles from withered black poplar leaves. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*，17(3)：118 – 123.［郭线茹，李为争，原国辉，陈智，马继盛，沈佐锐，2002. 甜菜夜蛾成虫对黑杨萎蔫叶片挥发性物质的触角电位反应. 华北农学报，17(3)：118 – 123］

Guo XR，Yuan GH，Jiang JW，Ma JS，2003. Electroantennogram responses of insects to volatile secondary compounds from plants. *Journal of Henan Agricultural University*，37(1)：18 – 22.［郭线茹，原国辉，蒋金炜，马继盛，2003. 植物挥发性次生物质对昆虫触角电位反应的影响. 河南农业大学学报，37(1)：18 – 22］

Guo YY，1998. Research of *Helicoverpa armigera*. China Agriculture Press，Beijing. 407 pp.［郭予元，1998. 棉铃虫的研究. 北京：中国农业出版社.407 页］

Hernandez MM，Sanz I，Adelantado M，1996. Electroantennogram activity from antennae of *Ceralitis capitata*（Wied.）to fresh orange airborne volatiles. *J. Chem. Ecol.*，22(9)：1 607 – 1 619.

Kennedy JS，Booth CO，1951. Host alternation in *Aphis fabae* Scop. I. Feeding preferences and fecundity in relation to the age and kind of leaves. *Ann. Appl. Biol.*，38：25.

Lei H，Qiu YT，Christensen TA，2007. Olfaction in Insects：Structural Correlates of Function. In：Lei H，Kang L eds. Ennntomological Research Progress and Prospect. Science Press，Beijing. 133 – 169.［雷宏，邱宇彤，Christensen TA，2007. 昆虫嗅觉系统的结构与功能. 见：雷宏，康乐主编. 昆虫学研究进展与展望. 北京：科学出版社.133 – 169］

Li WZ，2003. Mechanism of Withered Black Populus Leaves Attracting *Helicoverpa armigera* Moths and Screening of Attractants. MSc thesis，Henan Agricultural University，Zhengzhou. 40 – 44.［李为争，2003. 黑杨 *Populus nigra* L.萎蔫叶片诱蛾机理分析与铃虫成虫引诱剂配方筛选. 郑州：河南农业大学硕士学位论文. 40 – 44］

Liu Y，Chen JL，Ni HX，2003. Electroantennogram responses of *Sitobion avenae* and *Rhopalosiphum padi* to wheat plant volatiles. *Acta Entomol. Sin.*，46(6)：679 – 683.［刘勇，陈巨莲，倪汉祥，2003. 麦长管蚜和禾谷缢管蚜对小麦挥发物的触角电位反应. 昆虫学报，46(6)：679 – 683］

Lu W，Hou ML，Wen JH，Li JW，2007. Effects of plant volatiles on herbivorous insects. *Plant Protection*，33(3)：7 – 11.［卢伟，侯茂林，文吉辉，黎家文，2007. 植物挥发性次生物质对植食性昆虫的影响. 植物保护，33(3)：7 – 11］

Luo MH，Guo XR，Zheng XJ，Chen Z，Ma JS，2002. The niche and interspecific competition of oriental tobacco budworm and cotton bollworm in tobacco plants. *Acta Tabacaria Sinica*，8(4)：34 – 37.［罗梅浩，郭线茹，郑晓军，陈智，马继盛，2002. 烟青虫和棉铃虫在烟草上的生态位及其种间竞争. 中国烟草学报，8(4)：34 – 37］

Luo MH，Xue WW，Liu XG，Zhao GQ，2006. Studies on the attraction effect of different tobacco varieties to oviposition of *Helicoverpa assulta* Guenée and *H. armigera* Hübner. *Journal of Henan Agricultural University*，40(2)：198 – 200.［罗梅浩，薛伟伟，刘晓光，赵国强，2006. 不同烟草品种对烟实夜蛾和棉铃虫产卵引诱作用的研究. 河南农业大学学报，40(2)：198 – 200］

Ma JS，Luo MH，Guo XR，Jiang JW，Yang XW，2007. Tobacco Insects of China. Science Press，Beijing. 159 – 162.［马继盛，罗梅浩，郭线茹，蒋金炜，杨孝文，2007. 中国烟草昆虫. 北京：科学出版社. 159 – 162］

Mitchell ER，Tignle FC，Heath RR，1990. Ovipositional responses of three *Heliothis* species（Lepidoptera：Noctuidae）to allelochemicals from cultivated and wild host plants. *J. Chem. Ecol.*，16(6)：1 817 – 1 827.

Qin JD，1980. The physiological bases of phagous-characters of herbivore insect. *Acta Entomol. Sin.*，23(1)：106 – 122.［钦俊德，1980. 植食性昆虫食性的生理基础. 昆虫学报，23(1)：106 – 122］

Raguso RA，Light DM，Pichersky E，1996. Electroantennogram responses of *Hyles lineate*（Lepidoptera：Sphingidae）to volatiles from *Clarkia breweri*（Onagraceae）and other moth-pollinated flowers. *J. Chem. Ecol.*，22(10)：1 735 – 1 766.

Schoonhoven M，van Loon JJA，Dicke M，2005. Insect-Plant Biology. Oxford University Press，New York. 136 – 138.

Tang DL，Wang CZ，Luo LE，Qin JD，2000. Comparative study on the responses of maxillary senailla styloconica of cotton bollworm *Helicoverpa armigera* and oriental tobacco budworm *H. assulta* larvae to phytochemicals. *Sci. China*（*Ser. C*），43(6)：606 – 613.

Thiery D，Marion PF，1998. Electroantennogram responses of *Douglas fir* seed chalcids to plant volatiles. *J. Insect Physiol.*，44：483 – 490.

Tingle FC，Heath RR，Mitchell ER，1989. Flight response of *Heliothis subflexa* females（Lepidoptra：Noctuidae）to an attractant from groundcherry，*Physalis angulata*. *J. Chem. Ecol.*，5：221 – 231.

Wang CZ，Dong JF，2001. Interspecific hybridization of *Helicoverpa armigera* and *H. assulta*（Lepidoptera：Noctuidae）. *Chinese Science Bulletin*，46(6)：489 – 491.

Wang CZ，Qin JD，2007. Insect-plant co-evolution：multitrophic interactions concerning *Helicoverpa* species. *Chin. Bull. Entomol.*，44(3)：311 – 319.［王琛柱，钦俊德，2007. 昆虫与植物的协同进化：寄主植物-铃夜蛾-寄生蜂相互作用. 昆虫知识，44(3)：311 – 319］

Wickremasinghe MGV，Van Emden HF，1992. Reactions of adult female parasitoids，particularly *Aphidius rhopalosiphi* to volatile chemical cues from the host plants of their aphid prey. *Physiological Entomology*，17：297 – 304.

Yan SC，Zhang DD，Chi DF，2003. Advances of studies on the effects of plant volatiles on insect behavior. *Chinese Journal of Applied Ecology*，14(2)：310 – 313.［严善春，张丹丹，迟德富，2003. 植物挥发性物质对昆虫作用的研究进展. 应用生态学报，14(2)：310 – 313］

Yan ZG，Yan YH，Kang L，Wang CZ，2006. EAG responses of *Campoletis chlorideae* Uchida to plant volatiles and host pheromone gland comounds. *Acta Entomol. Sin.*，49(1)：1 – 9.［颜增光，阎云花，康乐，王琛柱，2006. 棉铃虫齿唇姬蜂对植物挥发物和寄主性信息素腺体化合物的 EAG 反应. 昆虫学报，49(1)：1 – 9］

Yuan GH，Xu YW，Guo XR，Jiang JW，2004. Effects of different volatile components from flower on the electroantennogram response of *Helicoverpa armigera* and their attraction to moths. *Journal of Henan Agricultural University*，38(2)：148 – 150.［原国辉，徐永伟，郭线茹，将金炜，2004. 不同花香化合物对棉铃虫成虫触角电位的影响及诱蛾效果. 河南农业大学学报，38(2)：148 – 150］

Zhao GQ，Liu XG，Luo MH，2006. Chemical sensory mechanisms of insects selecting host-plants. *Journal of Henan University of Science and Technology*（*Natural Science*），27(4)：81 – 83.［赵国强，刘晓光，罗梅浩，2006. 昆虫对寄主物植选择的化学感受机理. 河南科技大学学报(自然科学版)，27(4)：81 – 83］

（责任编辑：袁德成）